

СПОНТАННЫЕ И ИНДУЦИРОВАННЫЕ РАДИАЦИЕЙ  
ДОМИНАНТНЫЕ ЛЕТАЛЬНЫЕ МУТАЦИИ У САМОК И САМЦОВ ДРОЗОФИЛЫ

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

В экспериментальных работах, посвященных исследованию закономерностей мутационного процесса, в качестве его критерия очень часто используют доминантные летальные мутации (ДЛМ). Так, они применяются при изучении дифференциальной чувствительности клеток в гаметогенезе к физическим и химическим мутагенам, факторам космического полета; закономерностей доза-эффект; репарации премутационных повреждений; чувствительности к мутагенам организмов разных генотипов и видов.

Основной причиной популярности ДЛМ служит простота и быстрота их анализа. Это особенно важно для организмов, на которых не разработаны методики количественного учета других типов мутаций. В силу этого ДЛМ изучаются у многочисленных объектов: различных насекомых (наездник, домашняя муха, шелкопряд), рыбах, млекопитающих (мыши, крысы, кролики).

Однако необходимо отметить, что ДЛМ при принятой методике учета представляют собой сборную группу (Bateman a.Chandley, 1963; Traut, 1968). В нее входят зиготы, не только не развившиеся по причине повреждения генетического аппарата половых клеток, но и погибшие по разным физиологическим причинам (King, 1952) и в результате подавления синтеза ДНК (Von Borstel a.Rekemeyer, 1959; Scriba, 1964), в нее включаются и неоплодотворенные яйца, которые могут составлять иногда существенную часть так называемых ДЛМ (Karlan e.a., 1956, и др.). Гетерогенность причин, вызывающих спонтанную гибель яиц, сохраняется и в случаях, когда изучению подвергаются ДЛМ, индуцированные различными факторами (Lamou a.Muller, 1939; Фриц-Нитгли, 1958, и др.). Генетической причиной ДЛМ могут быть негомолотичное спаривание хромосом (Cooper e.a., 1955), полутранслокации (Herskowitz a.Shalet, 1956) и другие одно- и двуударные перестройки (Parker, 1955; Ли, 1963; Traut, 1968; La Chasse a.Leopold, 1969, и др.).

Помня эти обстоятельства, некоторые авторы вместо термина ДЛМ употребляют другие, например гибель эмбрионов, выжившие (или погибшие) зиготы, инактивация, но все равно используют их для генетической характеристики изучаемой группы особей в определенных условиях эксперимента.

Известно, что развитие на ранних этапах эмбриогенеза определяется генотипом матери, так как транскрипция с генома зародыша начинается на ранней стадии бластулы, а до этого момента синтез белка осуществляется за счет и-РНК ооцита (см., например: Маркерт и Уршпунг, 1973) или, как это имеет место у двукрылых насекомых, в частности у дрозофилы, и-РНК поставляется в ооцит диплоидными питающими клетками (Bier e.a., 1969). Так, эмбрионы дрозофилы, гомозиготные по летальной нехватке, развиваются

ся в течение длительного периода за счет генотипа матери (Хесин, 1947). Аналогичная закономерность проявляется и в случаях мутаций  $fu$  (Cooper, 1956) и  $lgl$  (Nadorn, 1940). Поэтому представляет интерес вопрос о том, как генотип матери сказывается на частоте ДЛМ и в какой степени последние могут служить критерием для оценки мутабельности дрозофилы.

ДЛМ, являясь по своей природе повреждениями не только хромосомного материала, но и цитоплазмы, представляют интерес и в другом отношении — для сравнения мутабельности особей разных полов. Общеизвестные факты дифференциальной мутабельности полов (см. Glass, 1955; Ватти, 1974) связывают с особенностями возникновения, становления и судьбы в организме самцов и самок генных и хромосомных мутаций. В связи с этим изучение ДЛМ может ответить на вопрос о роли цитоплазмы ооцита в различной мутабельности полов. Выяснению двух поставленных вопросов и посвящена настоящая работа.

**Материал и методика.** Материалом служили линии *Drosophila melanogaster*, часто используемые для изучения мутационного процесса: линия дикого типа Кантон-С; с цепочкой рецессивных генов —  $u\ st\ v\ f$ ; с кольцевой X-хромосомой —  $R(1), u\ v/sc^8 Y$ ; с дупликацией в X-хромосоме —  $w^a\ B$ ; со сцепленными X-хромосомами —  $C(1)RM, u\ f; R(1)/sc^8 Y$  линия с перекрывающимися инверсиями в X-хромосоме — Меллер-5 —  $sc^{s1} u\ B\ In\ S\ v\ f/sc^8 Y$ .

Изучение спонтанных ДЛМ производилось как в самих линиях, так и во всех 36 комбинациях реципрокных скрещиваний. Индуцированные рентгеновыми лучами ДЛМ изучались на линиях Кантон-С;  $R(1), u\ v/sc^8 Y$ ;  $w^a\ B$ ; Меллер-5 и их реципрокных гибридах (16 комбинаций).

Виргинные самки или самцы трехдневного возраста подвергались воздействию рентгеновых лучей на аппарате РУМ-II в дозе 1000 Р при следующем режиме: напряжение 200 кВ; сила тока 20 мА; фильтр 0,5 мм Cu; расстояние от анода 20 см; мощность дозы 260 Р/мин.

Учет ДЛМ велся по общепринятой методике. После облучения производилось скрещивание при отношении самок к самцам 1 : 1. Кладки получали на агаровые пластинки, находившиеся в колбах Эрленмейера со съёмным дном. Продолжительность каждой кладки составляла 4 — 6 ч, после чего пластинку заменяли. Подсчет отложенных яиц производили сразу после снесения, а через 48 ч учитывали число яиц, из которых не вылупились личинки. Их количество, выраженное в процентах, и составляло частоту ДЛМ.

Поскольку сбор яиц производили лишь в течение суток, можно считать, что воздействию были подвергнуты ооциты I4-й стадии у самок (King e.a., 1956) и сперматозоиды у самцов (Khishin, 1955, и др.).

Для сравнительной оценки мутабельности особей разных полов следовало бы изучать ДЛМ на аналогичных стадиях гаметогенеза — ооцитах и сперматоцитах. Однако из многочисленных исследований известно, что облучение сперматоцитов вызывает гибель большинства клеток (Фриц-Ниггли, 1958, и др.), влекущую за собой стерильность самцов (Ватти, 1966, и др.). Нами также были проведены предварительные эксперименты, в которых было показано, что при облучении сперматоцитов стерильность самцов достигает 80-90%, очень затрудняя анализ ДЛМ. Поэтому пришлось отступить от этого условия и сравнивать мутабельность зрелых, но находящихся на разных стадиях гаметогенеза половых клеток самцов и самок, что обычно и делают в исследованиях подобного рода (см.: Glass, 1955; Ватти, 1974).

Всего было поставлено по 2-5 повторностей каждого варианта опыта, которые дали однотипные результаты, после соответствующей статистической обработки объединенные и представленные в таблицах в виде суммарных данных.

Результаты опытов обрабатывались обычными статистическими методами, в том числе использовались корреляционный и дисперсионный анализы (Урбах, 1963).

Экспериментальная часть и обсуждение. С п о н т а н н ы й у р о в е н ь Д Л М в различных линиях дрозофилы колеблется от 8,5 до 39,8% (табл. I). Наименьшая их частота оказалась в линии дикого типа Кантон-С. В линиях же с хромосомными aberrациями (кольцо, дупликация) частота ДЛМ достоверно выше. В линии Меллер-5, которая несет X-хромосому с двумя инверсиями, частота ДЛМ была еще выше и максимального значения она достигла в линии со сцепленными X-хромосомами, в которых постоянно образуется 25% нежизнеспособных зигот УУ, погибающих в первые часы эмбрионального развития.

Т а б л и ц а I

Частота спонтанных ДЛМ (в %) в различных линиях и гибридных комбинациях

♂ \ ♀	1 Кантон-С	2	3 R(1), y v/sc <sup>8</sup> Y	4 w <sup>a</sup> B	5 C(1)RM,yf; R(1)/sc <sup>8</sup> Y	X ♀	6 Меллер-5	X ♀
1	8,5±0,18	12,3±0,25	6,8±0,29	7,6±0,20	8,6±0,19	8,8	28,7±0,49	12,1
2	8,4±0,35	10,5±0,38	6,4±0,31	5,2±0,23	11,8±0,36	8,5	24,0±0,52	11,0
3	9,4±0,29	7,1±0,31	11,9±0,39	4,8±0,18	10,5±0,27	8,7	27,6±0,73	11,8
4	13,9±0,28	13,9±0,36	13,5±0,29	16,9±0,38	18,4±0,34	15,3	28,4±0,56	17,5
5	35,3±0,35	45,8±0,52	36,5±0,55	36,6±0,43	39,3±0,36	38,8	50,5±0,53	40,3
6	24,3±0,70	27,1±0,88	20,2±0,44	21,5±0,59	30,8±0,71	24,8	28,1±0,69	25,3
X ♂	10,6	19,4	15,9	15,5	20,0	17,5	31,2	19,7

На основании рассмотренных данных можно заключать, что частота ДЛМ в линиях коррелирует с природой их хромосомного материала и может служить их генетической характеристикой.

Известно, что в разных линиях дикого типа частота спонтанных ДЛМ также варьирует. Например, Ю.А. Волчков и И.Е. Воробцова (1964), исследуя 8 линий, получили минимальную частоту ДЛМ (1,5-3,6%) в линии Д-32 и максимальную (12,4-14,9 %) в линии Кантон-С. Из этих данных видно, что во всех случаях она была ниже, чем в линиях со структурными нарушениями хромосом, исследованных в наших экспериментах (16,9-39,8 %).

С целью выяснения относительной роли материнского и отцовского организмов в определении спонтанного уровня ДЛМ были проведены реципрокные скрещивания всех изучаемых линий. Анализ табл. I по строкам и особенно средней частоты ДЛМ, характеризующей самок определенной линии, независимо от линии самца, с которым она спаривалась, убедительно говорит о том, что частота ДЛМ определяется генотипом матери. Если исключить гибридов с линией Меллер-5, то средняя частота ДЛМ у гибридов,

имеющих матерей одного и того же генотипа, а отцов — разных генотипов, хорошо совпадает с частотой ДЛМ в материнской линии. В то же время эти средние значения существенно варьируют (8,5 — 38,8 %), отличаясь от средней по всем комбинациям (17,5 %). Вывод о решающей роли генотипа матери в частоте ДЛМ подтверждается и данными дисперсионного анализа. Влияние генотипа матери статистически достоверно ( $P \ll 0,05$ ). Разнообразие частоты ДЛМ в исследуемых комбинациях на 90% определяется особенностями материнского организма.

Исключение составляют гибриды с самцами линии Меллер-5. В этом случае частота ДЛМ независимо от генотипа матери была высокой и очень близкой к таковой в линии Меллер-5. Исчерпывающего объяснения этому явлению пока дать невозможно. Можно сделать два предположения. Во-первых, в этом случае немалую долю ДЛМ могут составлять неоплодотворенные яйца. В пользу этого говорит тот факт, что у гибридов, полученных от самок линии со сцепленными X-хромосомами и от самцов линии Меллер-5, частота ДЛМ самая высокая (50,6 %), близкая к сумме частот в линиях за вычетом случаев одновременного присутствия двух летальных факторов в одной зиготе ( $39,8 + 28,1 - \frac{39,8 \times 28,1}{100} = 57,7$ ). Это возможно лишь при условии, что причины, вызывающие летальный исход в этих двух линиях, разные и в гибриде они действуют независимо друг от друга. Другой возможной причиной высокой смертности этих эмбрионов может являться их гетерозиготность по инвертированной хромосоме Меллер-5. Хорошо известно, что первые деления дробления у дрозофилы следуют очень быстро одно за другим и в первых бластомерах высок процент клеток с соматической конъюгацией. В этом случае нарушение расхождения хромосом будет приводить к образованию анеуплоидных клеток, включая нулли- и тетрасомии, что может быть причиной гибели эмбрионов.

Средняя частота ДЛМ в зависимости от генотипа отца колеблется в очень незначительных пределах (15,4 — 20,0 %) и близка во всех случаях к среднему (17,5 %) по всем линиям (см.  $\bar{X}$  по столбцам, табл. I), за исключением гибридов с линией Меллер-5 (31,2 %). Это служит еще одним доказательством того, что гетерозиготность эмбрионов по сложным инверсиям и связанные с ней нарушения процесса расхождения хромосом могут быть причиной их гибели. Дисперсионный анализ также не показал роли отцовского организма в разнообразии частот ДЛМ в исследуемых комбинациях.

На основании этих данных можно заключить, что генотип матери играет решающую роль в определении частоты спонтанных ДЛМ, а поэтому они не могут использоваться как критерий для характеристики мутационного процесса той или иной линии, если самцы этой линии скрещиваются (для анализа) с самками других генотипов. В то же время при изучении закономерностей мутационного процесса, как правило, исследуются самцы дрозофилы, которые скрещиваются с самками тестерных линий, т.е. анализу подвергаются гибридные зиготы. Если учесть только что высказанное замечание, то становится очевидным, что в случае существенных межлинейных различий по частоте ДЛМ результаты могут быть искаженными.

Роль материнского и отцовского организмов в индуцированных ДЛМ. Естественно

возникает вопрос: относится установленная закономерность только к спонтанным мутациям или она имеет место и в индуцированном мутационном процессе. Для его решения воздействию рентгеновых лучей в дозе 1000 Р подвергались или самки, или самцы исследуемых линий дрозофилы (табл. 2). Анализ цифр контрольной группы (спонтанный процесс), которая была поставлена одновременно с облучением, говорит об их сходстве с данными, представленными в табл. I. И в этом случае в линии дикого типа Кантон-С частота ДЛМ минимальная, несколько выше она в линии с кольцевым X-хромосомой, еще выше в линии с дупликацией и максимума достигает в линии Меллер-5. Амплитуда колебания частоты ДЛМ очень большая — от 7,8 до 24,3%, т.е. максимальная частота превышает минимальную в 3 с лишним раза. При скрещивании облученных самок с интактными самцами той же линии частота ДЛМ резко увеличивается, но амплитуда колебания частот в линиях значительно сокращается — от 49,3 до 57,6% (разница лишь в 1,2 раза), т.е. происходит как бы выравнивание линий.

При скрещивании облученных самок с интактными самцами других линий также наблюдается значительное увеличение частоты ДЛМ и выравнивание всех комбинаций скрещивания: 44,7 — 84,7 % (разница между частотами в 1,9 раза).

При скрещивании облученных самцов с интактными самками различных линий (наиболее часто встречающаяся в литературе комбинация) получаются различные результаты в зависимости от генотипа самки (линии тестера). Так, например, гибриды облученного самца Кантон-С с интактными самками той же линии имеют частоту ДЛМ 18,5 %, а с самками  $w^a$ В значительно выше (26,6%). Еще больше эти различия у гибридов облученных самцов  $w^a$ В с самками Кантон-С (17,6 %) и своей линии (31,2 %), т.е. чем выше спонтанный уровень ДЛМ в материнской линии, с которой скрещивается облученный самец, тем выше частота мутаций и у гибридов. Исключение из этого правила составляют лишь гибриды с самцами линии Меллер-5.

Можно предположить, что необлученная цитоплазма яйцеклеток самок различных линий способна восстанавливать повреждения сперматозоидов, возникающие при их облучении, так как известно, что разрывы хромосом, индуцированные в сперматозоидах, не воссоединяются до оплодотворения (Oster, 1955). Это предположение подтверждается фактами, полученными Ринехартом с соавторами (Rinehart e.a., 1963). Определяя суммарную гибель на эмбриональной и личиночной стадиях, эти исследователи показали, что необлученные ооциты или даже облученные рентгеновыми лучами в дозах 250 — 500 Р способны репарировать летальные повреждения, индуцированные в сперматозоидах (дозы 1000 — 2000 Р). С другой стороны, введение самкам активомидина-Д, тормозящего репарацию, привело к повышению частоты ДЛМ, индуцированных облучением в сперматозоидах (Proust e.a., 1972). Р. Хилдрет и Г. Карсон (Hildreth a. Carson, 1957), получив разную частоту рецессивных летальных мутаций у облученных самцов при скрещивании их с самками разных тестерных линий, пришли к выводу, что яйцеклетка или способствует восстановлению повреждений, возникших в хромосомах самца, или оказывает на эти хромосомы мутагенное действие. Ф. Вирглер (Würgler, 1971), показав зависимость частоты ДЛМ у облученных самцов от генотипа скрещенных с ним самок, также считает, что модифицирующие факторы яйцеклетки находятся под контролем материнского генома.

Т а б л и ц а 2

Частота индуцированных ДЛМ (в %) в различных линиях и гибридных комбинациях

♀	♂	1 Кантон-С		2 R(1), y v/sc <sup>8</sup> y		3 w <sup>a</sup> B		4 Меллер-5	
		К	О	К	О	К	О	К	О
1	К* О**	7,8±0,34 57,6±0,60	18,5±0,49	5,0±0,21 77,7±0,58	19,7±1,07	5,9±0,29 72,2±0,73	17,6±0,43	30,4±1,14 71,2±1,07	44,1±0,94
2	К О	7,4±0,42 51,3±0,85	16,6±0,62	10,9±0,70 55,3±0,51	21,3±0,59	6,1±0,34 55,1±0,47	25,2±0,69	29,6±0,82 75,2±1,34	45,6±1,22
3	К О	16,1±0,52 53,8±0,70	26,9±0,64	16,7±0,31 62,1±0,63	27,1±1,07	16,6±0,45 49,3±0,67	31,2±0,83	29,5±0,76 84,7±1,02	62,4±1,35
4	К О	24,8±1,19 46,5±1,42	31,4±1,16	21,5±0,86 44,7±1,30	33,9±0,99	20,6±0,78 54,7±0,97	26,4±0,86	24,3±0,68 51,0±0,98	39,2±1,39

\*К - интактный контроль.

\*\*О - облученный материал.

Таким образом, можно считать, что репаративные системы ооцитов осуществляют восстановление мутаций, индуцированных в сперматозоидах, и степень репарации тем выше, чем ниже спонтанная частота мутаций в материнской линии. Среди изученных нами линий цитоплазма яйцеклеток линии Кантон-С обладает максимальной способностью к восстановлению. Но в то же время системы репарации в этой линии очень чувствительны к облучению, так как наивысшие частоты ДЛМ имеют место в случае, когда облученные самки Кантон-С скрещиваются с самцами той же или других линий. С другой стороны, цитоплазма яйцеклеток линии Меллер-5, обладающая наименьшей способностью репарировать привнесенные сперматозоидами повреждения, оказывается наименее чувствительной к облучению.

Частота ДЛМ определяется не только генотипом самки, с которой скрещивается облученный самец, но зависит и от генотипа исследуемого самца. Так, при скрещивании intactных самок линии  $R(1)uv/sc^8Y$  с облученными самцами из линии Кантон-С частота ДЛМ была 16,6 %, а при скрещивании таких же самок с облученными самцами линии  $w^aB$  частота ДЛМ увеличилась до 25,2 %. На основании этих данных можно сделать вывод о возможности использования гибридных комбинаций для характеристики индуцированного мутационного процесса в линиях дрозофилы с тем условием, что при сравнении нескольких линий должны использоваться скрещивания облученных самцов с самками одной и той же линии - тестера.

В табл. 3 приведены средние значения частот индуцированных ДЛМ по самкам и самцам. Из данных этой таблицы также следует, что в отличие от спонтанного уровня в этом случае средние значения ДЛМ варьируют не только для самок, но и для самцов. Однако пределы колебаний для самцов несколько меньше, чем для самок, это особенно хорошо видно, если не учитывать линию Меллер-5.

Т а б л и ц а 3

Средние значения частот индуцированных ДЛМ  
(в %) у самок и самцов

Облученная линия	Облученные самки		Облученные самцы	
	С учетом Меллер-5	Без учета Меллер-5	С учетом Меллер-5	Без учета Меллер-5
Кантон-С	69,9	69,2	23,3	20,7
$R(1)uv/sc^8Y$	59,2	53,9	25,5	22,7
$w^aB$	62,5	55,1	25,1	24,7
Меллер-5	49,2		47,8	

Интересно, что спонтанный уровень ДЛМ как в линиях, так и в гибридных комбинациях коррелирует с частотой ДЛМ, индуцированных рентгеновыми лучами при обработке самцов (коэффициент корреляции Спирмена равен 0,9). Однако при облучении самок такая корреляция отсутствует.

Ч а с т о т а и н д у ц и р о в а н н ы х Д Л М у с а м ц о в и с а м о к. Представляет интерес сравнить частоту ДЛМ в аналогичных реципрокных гибридных комбинациях при облучении или самки, или самца с

целью сравнения их относительной радиочувствительности. Оказалось, что во всех случаях без исключения частота ДЛМ значительно выше (в 1,5 – 3 раза) в той комбинации, где облученной была самка. Эта закономерность прослеживается и в табл. 3, где средние частоты ДЛМ для облученных самок как минимум в 2 раза выше таковых для облученных самцов.

В литературе по этому вопросу имеются немногочисленные и противоречивые данные. Так, в исследованиях на дрозофиле показана и одинаковая или близкая мутабельность самок и самцов (Sonnenblick, 1940; Bateman и Chandlee, 1963) и повышенная мутабельность самцов (Шварцман и др., 1971) или самок (Rinehart e.a., 1963). Однако цитируемые работы различаются дозами облучения, условиями спаривания мух, стадиями гаметогенеза, в которых индуцируются мутации, и многими другими методическими особенностями, что, вероятно, и является причиной имеющих различий. Полученный же нами факт значительно более высокой частоты индуцированных ДЛМ у самок в 16 различных комбинациях реципрокных скрещиваний не вызывает сомнений и, очевидно, отражает общую закономерность, которая, на первый взгляд, вступает в противоречие с законом дифференциальной чувствительности полов, проявляющимся, в частности, в повышенной спонтанной и индуцированной мутабельности организмов мужского пола. Показано, что мутабельность самцов в десятки раз превышает таковую самок по таким хромосомным перестройкам, как транслокации, в несколько раз – по инверсиям, но эти различия становятся менее значительными для рецессивных летальных мутаций, некоторых микроаббераций и точковых мутаций (см. Glass, 1955).

В одной из наших работ (Сравнительное изучение..., 1972) на линии  $R(1) \text{ у } v/sc^8 \text{ у}$  было показано существенное превышение мутабельности самцов по сравнению с самками для транслокаций, нерасхождения и потерь половых хромосом, сцепленных с полом рецессивных летальных мутаций. И в этой же линии (как в 15 других комбинациях) частота ДЛМ у самок значительно выше, чем у самцов. Чем это можно объяснить?

Пониженная мутабельность женского пола может быть следствием следующих главных причин: 1) больших возможностей для зачаткового отбора мутаций в связи с образованием в оогенезе направительных телец; 2) невозможности рекомбинации между негомологичными хромосомами из-за большого объема ооцита; 3) интенсивно идущих процессов восстановления за счет большого количества цитоплазмы в ооците, а у дрозофилы к этому следует добавить и процесс кроссинговера, идущий у самок и не имеющий места у самцов; 4) регулирования процессов образования и реализации мутаций на уровне целого организма и отдельных его систем, причем организм женского пола как более устойчивый к неблагоприятным факторам среды в большей мере способен компенсировать действие этих факторов различными системными механизмами (Лобашев, 1947; Ватти, 1974).

Обратная картина, полученная нами, может лишь еще раз подтвердить представление о ДЛМ как об особой категории мутаций и сборной группе.

Очевидно, блокирование дробления зиготы при облучении самок осуществляется не столько за счет повреждения хромосомного материала (которое у самок не столь значительно, как у самцов), сколько за счет повреждения



цитоплазмы. В последние годы сформировалось представление о том, что некоторые вещества цитоплазмы (не нуклеиновой, а белковой природы) могут быть очень чувствительны к облучению. Тогда можно предположить, что в результате облучения могут повреждаться ферменты, имеющие отношение к репарации. Рустед с соавторами (Rustad e.a., 1965) считают, что радиационный блок митозов является результатом отсутствия в облученной клетке некоего вещества белковой природы — "триггера", который необходим для репликации центриолей. А.М. Кузин (1973) распространяет представление о "триггере" как о веществе, включающем тот или иной процесс, и на дерепрессию генов.

Таким образом, более высокая частота ДЛМ у самок по сравнению с самцами может быть объяснена повреждением цитоплазмы, что влечет за собой блокирование митозов, остановку дробления и гибель зиготы.

### В ы в о д ы

1. Частота спонтанных ДЛМ в линиях дрозофилы определяется генотипом особей и может служить их генетической характеристикой.

2. В определении частоты спонтанных ДЛМ у гибридов играет роль генотип материнского организма. ДЛМ как количественный критерий мутационного процесса у гибридов дрозофилы могут быть использованы лишь при анализе самок, при анализе самцов их использование нерационально.

3. В определении частоты индуцированных рентгеновыми лучами ДЛМ у самок дрозофилы при скрещивании их с различными самцами роль генотипа материнского организма не проявляется, происходит выравнивание всех комбинаций.

4. В определении частоты индуцированных рентгеновыми лучами ДЛМ у самцов дрозофилы играет существенную роль генотип самки, с которой он спаривается. Однако при скрещивании облученных самцов различных линий с необлученными самками одной и той же линии наблюдаются четкие различия, определяемые свойствами самцов, что позволяет использовать ДЛМ как критерий для количественной характеристики индуцированного рентгеновыми лучами мутационного процесса у самцов дрозофилы.

5. Во всех комбинациях скрещивания частота ДЛМ значительно выше при облучении самок дрозофилы по сравнению с самцами, что говорит об особой природе ДЛМ и существенной роли в их проявлении повреждения цитоплазмы.

6. При скрещивании облученных самцов с интактными самками наблюдается статистически достоверная корреляция с уровнем ДЛМ при спонтанном процессе в этих же комбинациях.

### Summary

The frequency of Dominant Lethal Mitations ( DLM ) has been studied in different strains of *Drosophila melanogaster* and in interstrain hybrids.

The frequency of spontaneous DLM in the strains has appeared to be

determined by the embryos genotype, thus providing their genetic characteristics. The frequency of spontaneous DLM in hybrids is determined by their mother's genotype.

In the case when females are irradiated the strain frequencies of DLM increase drastically and that of the hybrids become more equal. When males are irradiated the frequency of DLM is determined by the genotype of their female mating partner. However, when irradiated males of different genotypes are mated with unirradiated females of a certain strain then it is the genotype of a male that is responsible for the frequency observed, thus permitting to use the DLM as a quantitative estimation of the induced mutational process in males.

The frequency of DLM in irradiated females is always higher than that in irradiated males.

#### У к а з а т е л ь л и т е р а т у р ы

В а т т и К. В. К вопросу о частоте хромосомных разрывов, индуцированных рентгеновскими лучами на разных стадиях сперматогенеза *Drosophila melanogaster*. - "Генетика", 1966, № 3, с. 98-105.

В а т т и К. В. Сравнительное изучение мутабельности особей разных полов. I. Методические вопросы. - В кн.: Исслед. по генетике, № 5. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1974, с. 24-28.

В о л ч к о в Ю. А., В о р о б ц о в а И. Е. Сравнительное изучение частоты возникновения доминантных летальных мутаций у разных линий *Dr. melanogaster*. - Вестник Ленингр. ун-та, 1964, № 15, вып. 3, с. 124-129.

К у з н е т с к и й А. М. Молекулярная радиобиология клеточного ядра. М., Атомиздат, 1973. 208 с.

Л и Д. Е. Действие радиации на живые клетки. М., Атомиздат, 1963. 288 с.

Л о б а ш е в М. Е. Физиологическая (паранекротическая) гипотеза мутационного процесса. - Вестник Ленингр. ун-та, 1947, № 8, с. 10-29.

М а р к е р т К., У р ш л у н г Г. Генетика развития. М., "Мир", 1973. 270 с.

С р а в н и т е л ь н о е изучение мутационного процесса у самцов и самок *Drosophila melanogaster*. II съезд ВОГИС. Тезисы докладов. М., "Наука", 1972, с. 50-51. Авт.: Лобашев М.Е., Ватти К.В., Тихомирова М.М. и др.

У р б а х В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М., Изд-во АН СССР, 1963. 323 с.

Ф р и ц - Н и г г л и Х. Доминантные летальные факторы и смертность зародышей после облучения с энергией в 180 кВ и 31 мэВ.-В кн.: Мирное использование атомной энергии. Матер. междунар. конф. в Женеве. М., Изд-во мед. лит., 1958, с. 221-226.

Х е с и н Р. В. Материнский эффект у *Drosophila melanogaster*. Распространенность материнского эффекта.-Докл.АН СССР, 1947, т.58, № 4, с. 667-670.

Ш в а р ц м а н П. Я., И л я с о в Ю. И., С а в и н а В. А. Изучение частоты доминантных летальных мутаций, индуцированных рентгеновыми лучами и этиленоксином на различных стадиях спермато- и оогенеза у дрозофилы. - Вестник Ленингр. ун-та, 1971, № 9, вып. 3, с. 129-139.

B a t e m a n A.J., C h a n d l e y A.C. Effects of X-rays on female germ cells of *Dr.melanogaster*. 1. Dominant lethal mutation and oviposition in relation to treated stages. - Intern. J. Rad. Biol., 1963, v.7, N 4, p.385-394.

B i e r K., K u n z W., R i b b e r t D. Insect oogenesis with and without lampbrush chromosomes. - In: Chromosome Today, v.2. New York, 1969, p.107-115.

C o o p e r K.W., Z i m m e r i n g S., K r i v s h e n k o Y.D. Interchromosomal effects and segregation. - Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1955, v.41, p.911.

C o u n c e S.J. Studies of female-sterility genes in *Drosophila melanogaster* II. The effects of gene fused on embryonic development. - "Vererbungslehre", 1956, v.87, p.462-481.

G l a s s B. Differences in mutability during different stages of gametogenesis in *Drosophila*. - Brookhaven Symposia in Biology Mutation. Assotiated Univ. Inc., 1955, N 8, p.148-170.

H a d o r n E. Prädetermination des Letalitatsgrades einer *Drosophila*-Rasse durch den mütterlichen Genotypes.-Rev. suisse Zool., 1940, v.47, p.167-176.

H e r s k o w i t z I.H., S c h a l e t A. Half translokations induced by irradiation of oocytes as a basis of dominant lethals in *Drosophila melanogaster*. "Genetics", 1956, v.41, N 5, p.647.

H i l d r e t h P.E., C a r s o n G.L. Influence of the type of inseminated female on the lethal frequency in the X-chromosome from the male. - Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1957, v.43, N 1, p.175-183.

K a p l a n W.D., T a n a k a T., T a n a k a K. The sterility component of X-ray induced dominant lethals in *Drosophila melanogaster*.-"Genetics", 1956, v.41, N 5, p.649.

K h i s h i n A.F. The responce of the immature testis of *Drosophila* to the mutagenic action of X-rays. - Induct. Abst. und Vererbungslehre, 1955, v.87, N 1, p.97-112.

K i n g R.C. Reduction in productivity and recessive lethal mutation following X-irradiation CF female *Drosophila melanogaster*. - "Am.Nat.", 1952, v.86, N 831, p.391-398.

K i n g R.C., R u b i n s o n A.C., S m i t h R.F. Oogenesis in adult *Drosophila melanogaster*. - "Growth.", 1956, v.20, p.121-157.

L a C h a n c e L.E., L e o p o l d R. Cytogenetic effect of chemosterilants in house fly sperm: incidence of polyspermy and expression of dominant lethal mutations in early cleavage divisions. - *Canad. J.Genet. and Cytol.*, 1969, v.11, N 3, p.648-659.

L a m y R., M u l l e r H.J. Evidence of the non-genetic nature of the lethal effects of radiation of *Drosophila* embryos. - In: *Proc. Seventh. Int. Congr. Genetics. Edinburgh, 1939.* 180 p.

O s t e r I.I. Modification of X-ray mutagenesis in *Drosophila*. I. Reunion of chromosomes irradiated during spermiogenesis. - "*Genetics*", 1955, v.40, N 5, p.692-696.

P a r k e r D.R. The origin of dominant lethals in irradiated oocytes of *Drosophila*. - "*Genetics*", 1955, v.40, N 4, p.589.

P r o u s t J., S a n k a r a n a r a y a n a n K., S o b e l s F.N. The effects of treating *Drosophila* females with actinomycin-D on the yields of dominant lethals translocations and recessive lethals recovered from X-irradiated Spermatozoa. - *Mutat. Res.*, 1972, v. 16, N 1, p.65-76.

R i n e h a r t R.R., V a l e n s i a R.M., V a l e n s i a J.I. Comparative lethal rates from X-irradiated *D.melanogaster* males and females mated together or to unirradiated partners. *DIS*, 1963, v.38, p. 71-72.

R u s t a d R.C., Y u g a m a S., R u s t a d L.C. Cytoplasmic effects in radiation-induced mitotic delay. - *Radiation Res. (Abstr.)*, 1965, v.25, p.234.

S c r i b a M.E.L. Beeinflussung der frühen Embryonalentwicklung von *Drosophila melanogaster* durch Chromosomenaberrationen. - *Zool. Zb.*, 1964, Bd. 2, N 81, S.3.

S o n n e n b l i c k B.P. Cytology and development of the embryos of X-rayed adult *Drosophila melanogaster*. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1940, v.26, p.373-381.

T r a u t H. Experiments on the mechanisms of X-ray induced chromosome loss. - *Mutat. Res.*, 1968, v.6, N 1, p.109-115.

V o n B o r s t e l R.C., R e k e m e y e r M.L. Radiation-induced and genetically contrived dominant lethality in *Habrobracon* and *Drosophila*. - "*Genetics*", 1959, v.44, N 6, p.1053-1074.

W ü r g l e r F.E. Maternal effects on mutation induction observed after X-irradiation of mature sperm. - "*Stud. biophys.*", 1971, v.29, p.131-136.